

Le canal acoustique chez les Rongeurs: les émissions à haute fréquence ¹

par

Marcel GYGER *, André PONTET * et Françoise SCHENK *

Avec 4 figures

ABSTRACT

The acoustic channel of rodents: Production of ultrasounds. — Rodents are known to produce ultrasounds. This review shows that the acoustic channel is probably as important as the olfactory one, traditionally considered the predominant means of rodent communication. The acoustic channel would be confined to short range exchanges, because high frequency sound degrades rapidly over long distances. Production and perception mechanisms are reviewed from the literature as well as our studies on the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*). In this species, ultrasounds are detected in many different situations. We have recorded high frequency calls in the pup as well as in the adult, in individuals observed in both solitary and social conditions. In this latter context, ultrasound production associated with sexual behavior is discussed in an ethological perspective.

I. Introduction

Comme SALES & PYE l'ont montré en 1974, les Rongeurs produisent des signaux acoustiques dont la fréquence est supérieure à 20 kHz. Ces signaux sont encore mal connus, et leur signification fonctionnelle reste incertaine.

Les recherches entreprises dans ce domaine concernent souvent des espèces de laboratoire, tels le Rat, la Souris et le Hamster. Or, ces animaux, gardés en captivité depuis de nombreuses générations, ont subi l'influence d'une pression de sélection difficile à évaluer.

¹ Les expériences décrites dans cet article ont été effectuées avec l'aide d'un crédit du Fonds national suisse de la recherche scientifique, N° 3.564.79.

* Institut de physiologie, Bugnon 7, 1005 Lausanne (Suisse).

Nous avons jugé essentiel d'étudier le problème de la vocalisation chez un Rongeur sauvage, le Mulot sylvestre, *Apodemus sylvaticus* (L.).

Nous allons illustrer par quelques exemples les aspects les plus caractéristiques des signaux ultrasonores émis par les Rongeurs. Nous insisterons sur la description du catalogue des vocalisations du Mulot sylvestre, étape primordiale à toute recherche fonctionnelle de l'émission d'ultrasons chez les rongeurs.

II. Propriétés physiques et moyens de détection des ultrasons

Les signaux acoustiques subissent une certaine dégradation en se propageant dans un milieu, aussi le signal capté par un récepteur est accompagné de bruit. Il faut donc discuter les contraintes que le milieu physique exerce sur les signaux ultrasonores. L'atténuation des ondes sonores dans l'atmosphère dépend de 4 phénomènes: l'atténuation sphérique, l'atténuation atmosphérique, l'ensemble des réflexions, diffractions et réfractions, et les interférences. On trouvera une revue détaillée de cette question chez SMITH (1979), et WILEY & RICHARD (1982).

L'atténuation sphérique est indépendante de la fréquence du signal; elle affecte donc également les émissions sonores et ultrasonores. Par contre, l'atténuation atmosphérique est plus importante pour les sons de haute fréquence, car la dissipation d'énergie liée à la propagation d'une onde acoustique dans l'atmosphère est proportionnelle à la température et au carré de la fréquence. En outre, GRIFFIN (1971) a calculé que la vapeur d'eau présente dans l'atmosphère accroît sélectivement l'atténuation atmosphérique des sons de fréquence élevée. Au contraire, l'atténuation déjà faible des sons de basse fréquence (<10 kHz) diminue si l'humidité relative est élevée.

Considérons maintenant l'ensemble des phénomènes de réflexion, diffraction et réfraction. Leur effet sur la propagation d'une onde sonore dans l'atmosphère ne dépend pas uniquement de sa fréquence. Il sera d'autant plus important que le rapport de la fréquence de l'onde à la taille des objets rencontrés est faible. SMITH (1979) a montré expérimentalement qu'un milieu herbeux agit comme un filtre «passe-bas» coupant les fréquences supérieures à 30 kHz.

Enfin, les interférences jouent un rôle mineur dans la transmission des ultrasons. WILEY & RICHARDS (1982) suggèrent que, dans un milieu naturel, les interférences affectent faiblement les sons de fréquence supérieure à 2 kHz.

En résumé, l'ultrason a une portée nettement plus faible qu'un son audible de même intensité à la source. Il est plus fortement atténué par une végétation abondante. On peut donc prédire, sur la base des propriétés physiques de ces signaux, qu'ils seront principalement utilisés dans les échanges à très courte distance. Il faut cependant tenir compte de l'écologie de l'espèce considérée. Un certain nombre de Rongeurs vivent dans des galeries; dans ces conditions, un modèle cylindrique de l'atténuation sonore (-3 dB si la distance double) se révèle plus adéquat (SMITH 1979). De plus, chez les espèces vivant dans des milieux désertiques où l'air est sec et la végétation rare, la propagation des ultrasons sera meilleure. FLOODY & PFAFF (1977a) ont estimé que les ultrasons produits par le Hamster doré, espèce des zones arides du Moyen-Orient, pouvaient être perçus à plus de 10 mètres.

PYE (1983) a passé en revue l'ensemble des techniques permettant l'étude des vocalisations de haute fréquence. Deux techniques sont fréquemment utilisées. L'une fait appel au «bat detector» ou convertisseur ultrason/son (PYE & FLINN 1964). Cet appareil transforme instantanément un ultrason en un signal audible pour l'observateur, mais seule la

bande de fréquence du signal original peut être estimée. Le «bat detector» est généralement utilisé pour mesurer la production d'ultrasons d'individus placés dans diverses situations. On a ainsi déterminé la capacité d'émettre des signaux ultrasonores en réponse à des stimulations variées: froid ou manipulation chez les nouveau-nés (voir § IV), présence de traces de congénères (voir § VI), taille et nouveauté de l'environnement (voir § V2). On a aussi comparé la production d'ultrasons dans différents contextes sociaux (voir § VI). Toutefois cette approche est sévèrement limitée par le fait qu'il est difficile de distinguer les différents types de signaux émis.

Pour stocker et analyser les signaux détectés, il faut utiliser un enregistreur magnétique, appareil nettement plus coûteux que le précédent. Il permet par l'analyse sonographique, par exemple, l'établissement d'un répertoire des signaux émis par une espèce et la mise en relation des formes ainsi définies avec un contexte comportemental particulier. L'effet de ces signaux sur un individu peut être estimé à l'aide d'expérience de «play-back».

III. Systèmes physiologiques de production et de détection chez les Rongeurs

Chez les Chauves-souris, les cris audibles et inaudibles sont produits à l'aide des cordes vocales (GRIFFIN 1958). Les mécanismes permettant la production d'ultrasons par les Rongeurs ne sont pas connus. Nous savons qu'ils sont générés au niveau du pharynx (ROBERTS 1975*a*) et que leur mode de production diffère de celui des cris audibles (ROBERTS 1975*a*, *b*). Ils semblent être émis à l'aide d'un mécanisme analogue à celui du sifflet (ROBERTS 1975*b*).

Divers aspects de la réponse d'un animal à des stimuli ultrasonores ont été étudiés. On a enregistré des caractéristiques physiologiques comme les potentiels microphoniques (RALLS 1967; BROWN 1970) et l'activité électromyographique (THOMPSON 1979), ou bien encore des réponses comportementales conditionnées (MARKL & EHRET 1973; EHRET 1983) et spontanées (SEWELL 1970).

Ces deux approches ont été appliquées chez le Mulot sylvestre. Le play-back de cris de nouveau-nés conduit la femelle en lactation à se diriger vers la branche d'un labyrinthe en T contenant le haut-parleur qui les émet (SEWELL 1970). L'étude des réponses microphoniques de la cochlée (BROWN 1973*a*) et des potentiels évoqués au niveau du colliculus inférieur (BROWN 1971; 1973*b*) met en évidence deux domaines de fréquences avec des seuils de réponse particulièrement bas: 15-20 kHz et 50-70 kHz. Ces données, ainsi que celles obtenues chez d'autres espèces (revues par SALES & PYE 1974), montrent que les Rongeurs sont capables d'entendre des ultrasons. Le travail de BROWN (1973*b*) suggère également que le domaine de réception auditive recouvre celui des émissions d'ultrasons chez plusieurs espèces de Rongeurs. On ne sait toutefois pas comment un individu extrait le signal sonore du bruit ambiant, ni comment il distingue une catégorie de cris d'une autre.

EHRET (1983) et EHRET & HAACK (1981) ont testé des souris femelles en lactation (souche NMRI) dans une situation de choix entre un stimulus neutre de 20 kHz et différents signaux ultrasonores tels des cris naturels ou diverses bandes de bruit. Ils arrivent à la conclusion que ni la fréquence et ses modulations, ni les variations d'intensité ne jouent un rôle déterminant dans le déclenchement d'une réponse de recherche chez la femelle. Celles-ci distinguent dans l'ultrasonore les bruits de bande étroite et ceux de bande large, ceci de manière catégorielle (EHRET & HAACK 1981). Les Souris répondent à des cris dont les bandes de fréquence de 22,5 ou 15 kHz se situent autour d'une fréquence moyenne de 50 kHz et 40 kHz respectivement comme s'il s'agissait des cris naturels de Souriceaux

(EHRET 1983). EHRET propose alors un modèle de perception auditive chez la Souris, faisant appel au mécanisme de bande critique, modèle proposé en psychophysique humaine (SCHARF 1970). Une analyse électrophysiologique au niveau du nerf auditif et du noyau cochléaire situe ce mécanisme dans la cochlée (EHRET 1983). Le modèle proposé est intéressant, car il permet de comprendre comment les individus peuvent extraire une certaine information de signaux extrêmement variables.

Ces données suggèrent donc que la Souris extrait très peu d'informations des signaux de détresse du souriceau et l'on peut se demander à quel point cette non spécificité est déterminée par le système social de la Souris. Des comparaisons interspécifiques permettraient de déterminer si l'analyse perceptuelle varie lorsque l'on passe d'espèces solitaires à des espèces coloniales.

IV. Les émissions d'ultrasons des Rongeurs nouveau-nés

Les nouveau-nés des Rongeurs myomorphes émettent des signaux ultrasonores pendant la période qui précède le sevrage (v. revues chez SALES & PYE 1974; BROWN 1976; SMITH 1975; SALES & SMITH 1978). Ces signaux sont susceptibles d'attirer une femelle en lactation hors de son nid (SEWELL 1970) et permettent à la mère de retrouver plus facilement un petit égaré.

Deux sortes de stimulations sont particulièrement susceptibles de provoquer une réponse acoustique chez ces nouveau-nés: l'isolation dans une ambiance froide et sa manipulation. En outre, OSWALT & MEIER (1975) ont montré que des odeurs inhabituelles pouvaient suffire à déclencher ce comportement.

On observe une évolution de cette réponse acoustique au cours des trois premières semaines du développement postnatal (v. fig. 1). Ces changements sont liés au développement de l'homéothermie (OKON 1970a, b; 1972). Pendant les six premiers jours, les petits sont poikilothermes, et résistent assez bien au froid; ils émettent alors relativement peu d'ultrasons. L'homéothermie se développe progressivement pendant la deuxième semaine, accompagnée d'une vocalisation importante en réponse au froid. Dans un troisième temps, la réponse ultrasonore disparaît progressivement, avec l'établissement d'une thermorégulation efficace. Au contraire, les cris provoqués par des stimulations tactiles sont plus nombreux lors des premiers jours postnataux. Chez les jeunes de *Peromyscus maniculatus*, ces cris n'ont pas la même structure que ceux qui sont produits au cours de l'isolation au froid (SMITH 1972); les premiers sont audibles, les seconds ultrasonores; leur développement est indépendant.

Les signaux émis par les jeunes Rongeurs myomorphes lorsqu'ils sont isolés, sont de longue durée (jusqu'à 200 ms) et leur fréquence est peu modulée (SALES & SMITH 1978). Au cours du développement, la durée des cris diminue, la fréquence augmente, ainsi que la bande de fréquence utilisée. Les vocalisations ultrasonores du jeune Mulot sylvestre isolé à température ambiante sont constituées par des volées de cris (PONTET *et al.* 1984). La durée moyenne de ces volées diminue avec l'âge, du 5^e au 15^e jour; ce changement est provoqué tant par un raccourcissement des intervalles séparant les cris d'une volée que par une diminution du nombre des cris qui la constituent. Cette évolution semble liée à la maturation du système respiratoire puisque les vocalisations sont associées à l'expiration. On observe des phénomènes semblables chez le Souriceau (ELWOOD & KEELING 1982).

En outre, le nombre des volées produites paraît dépendre de l'activation de l'animal. Dès l'âge de sept jours, les vocalisations sont associées préférentiellement aux déplacements et à quinze jours les volées produites sont cinq fois plus nombreuses au cours des phases

de locomotion qu'au cours des phases de repos. On observe des résultats similaires chez le Souriceau (HAACK *et al.* 1983).

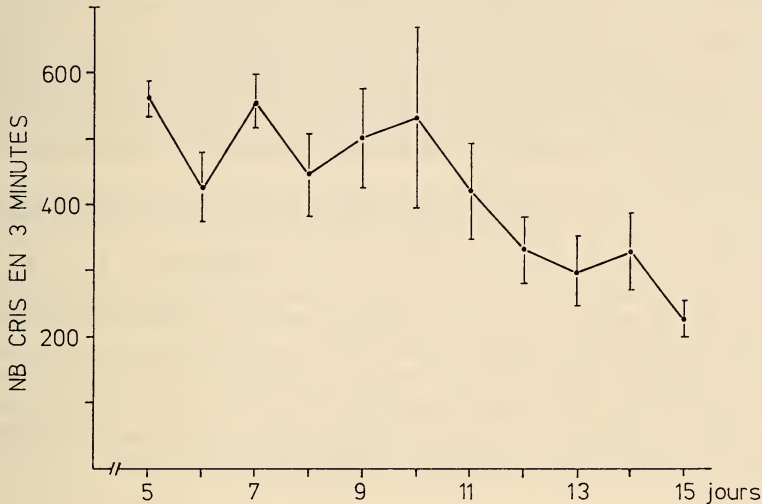


FIGURE 1.

Nombre d'émissions d'ultrasons produits par des nouveau-nés de Mulot sylvestre de 5 à 15 jours (n = 12) isolés à température ambiante ($T = 20^{\circ}\text{C}$) pendant 3 minutes.

Des particularités spécifiques affectent aussi bien la structure des signaux que leur évolution au cours de l'ontogenèse (WATTS 1975 et 1980; SALES et SMITH 1978); on peut souvent les mettre en relation avec la vitesse de maturation de chaque espèce. Par exemple, la production d'ultrasons en réponse à l'isolation persiste plus tardivement chez le Mulot sylvestre, espèce chez laquelle l'homéothermie se développe plus lentement que chez la Souris (OKON 1972). La Souris épineuse, *Acomys cahirinus*, espèce précoce, émet des ultrasons dès le premier jour postnatal, mais cette réponse décroît aussi plus tôt, dès le sixième jour (SALES & SMITH 1978). GEYER (1979, 1981) a montré comment la réponse ultrasonore s'intègre aux autres stratégies comportementales assurant la thermorégulation chez différentes espèces, en fonction de la vitesse de maturation et du type de milieu habité.

Ces variations interspécifiques n'ont pas toujours une signification fonctionnelle évidente; SALES (1979) relève des différences dans le taux d'émissions de deux souches de Rats qui ne sont apparemment pas liées à des particularités du développement de l'homéothermie. On trouve même des variations importantes entre portées chez le Rat (GRAHAM & LETZ 1979), indépendamment du traitement postnatal.

Les traits caractéristiques notés dans la structure des signaux émis par les Rongeurs nouveau-nés suggèrent une grande spécificité dans la réponse de la mère à ces émissions. Mais, comme nous l'avons mentionné plus haut, cette spécificité a rarement été mise en évidence par les procédures expérimentales utilisées.

V. Les ultrasons produits par des adultes isolés

1) L'effet de stimulations olfactives

En 1974, WHITNEY *et al.* publient le premier travail montrant que des Souris mâles isolés émettent des ultrasons en réponse aux odeurs d'une Souris femelle. La même observation a ensuite été faite chez d'autres Rongeurs (*Mesocricetus auratus*, FLOODY *et al.* 1977; *Rattus norvegicus*, GEYER & BARFIELD 1978; *Meriones unguiculatus*, THIESSEN *et al.* 1978; *Apodemus sylvaticus*, GYGER & SCHENK 1980). La réponse déclenchée par ces stimulations olfactives est très consistante et relativement facile à quantifier à l'aide du «bat detector». C'est donc un paradigme expérimental bien adapté à l'étude du système olfactif chez les Rongeurs.

On trouve des revues complètes traitant de l'effet des stimulations olfactives sur l'émission d'ultrasons (NYBY & WHITNEY 1978; WHITNEY & NYBY 1979; NYBY *et al.* 1983). Nous donnerons quelques exemples pris chez la Souris domestique. La source des odeurs provoquant les émissions est mal connue. Il semble que ces substances soient réparties sur tout le corps de la femelle; on en trouve également dans son urine (NYBY *et al.* 1977). Il doit s'agir de molécules relativement stables, car une urine de sept jours garde toutes ses propriétés stimulantes (NYBY & ZAKESKI 1980); il faut soumettre l'urine fraîche à des températures élevées pour qu'elle perde ses propriétés (NYBY *et al.* 1979). On a pu mettre en lumière le rôle primordial du système voméronasal dans l'induction de la production d'ultrasons en réponse à des odeurs (BEAN 1982; WYSOCKI *et al.* 1982).

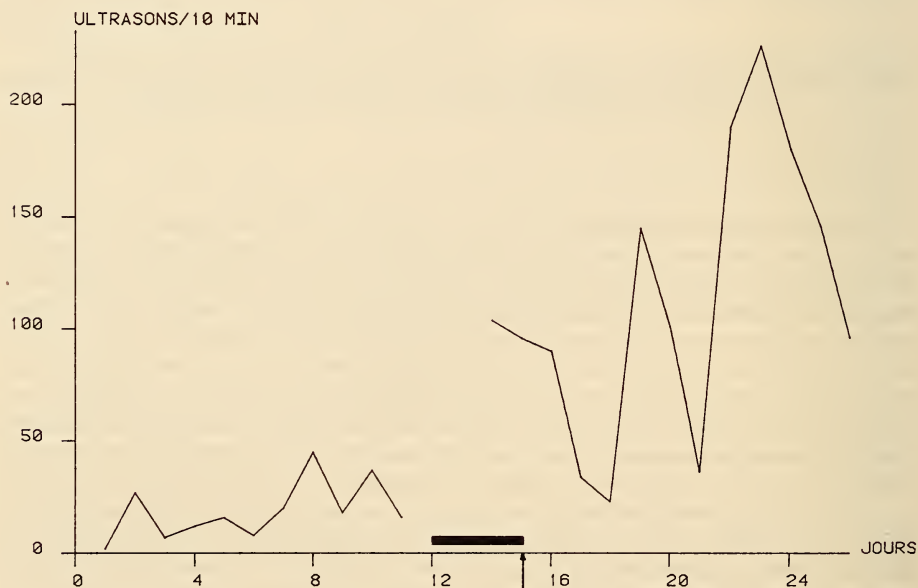


FIGURE 2.

Production d'ultrasons émis par un Mulot sylvestre mâle adulte placé sur la litière d'une femelle avant et après une première expérience sociale (—). Celle-ci consiste en une série de 4 rencontres de 5 min. du même couple. Les rencontres ont lieu à intervalles de 24 h. A la quatrième rencontre, il y a eu accouplement (†). On remarquera les maxima d'émissions situés à 4 et 8 jours de l'accouplement.

L'interruption du tractus olfactif accessoire (BEAN 1982) ou l'ablation de l'organe voméronasal (WYSOCKI *et al.* 1982) provoquent la disparition des vocalisations de la Souris mâle en réponse à des stimuli olfactifs. Une anosmie provoquée par un traitement des muqueuses nasales au sulfate de zinc n'a pas le même effet.

Des problèmes ontogénétiques ont aussi été abordés, et l'on a cherché à déterminer l'âge auquel des odeurs acquièrent une valeur sociale telle qu'elles provoquent la production d'ultrasons. Les résultats obtenus sont controversés (voir l'introduction de NYBY *et al.* 1983). Certains faits attestent que cette acquisition est tardive. DIZINNO *et al.* (1978) ont montré que seuls des mâles ayant reçu à l'état adulte une expérience sociale avec des congénères des deux sexes émettent des ultrasons quand ils détectent l'urine d'une femelle. Toutefois, ce comportement est facile à induire puisque quelques contacts journaliers de trois minutes avec une femelle suffisent (DIZINNO *et al.* 1978). Nos observations suggèrent un phénomène analogue chez le Mulot sylvestre (v. fig. 2).

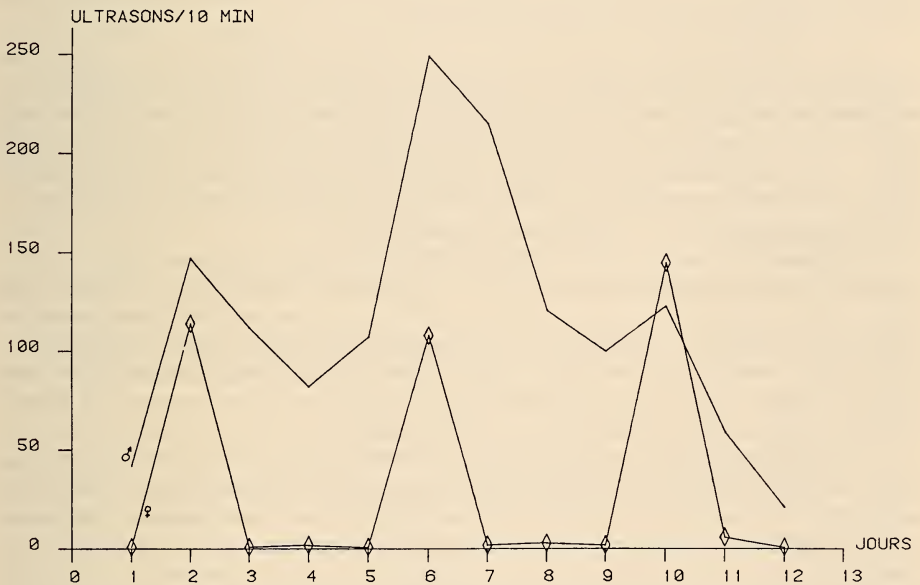


FIGURE 3.

Exemple de variation de la production d'ultrasons au cours de 3 cycles oestriens. Il s'agit d'un Mulot sylvestre mâle et d'une femelle placés sur la litière du congénère de sexe opposé.

Il semble donc que des odeurs transmettent des informations sur l'état physiologique de la femelle, et que le mâle exprime un certain éveil sexuel par ses vocalisations. En fait, c'est chez le Mulot sylvestre seulement que l'on a observé une modulation des émissions du mâle en fonction du cycle ovarien de la femelle (v. fig. 3; GYGER & SCHENK 1980).

Dans la majorité des travaux cités, la quantification du paramètre vocal est assez rudimentaire, puisque le «bat detector» donne peu d'informations sur la qualité des signaux acoustiques. Grâce à l'enregistrement magnétique, nous avons trouvé que les Mulots mâles

introduits dans la cage vide d'une femelle émettent au moins deux types de signaux différents; leur proportion dans la production totale d'ultrasons varie de manière caractéristique au cours du test (GYGER & SCHENK 1980).

2) *Emissions d'ultrasons sans stimulations sociales*

On trouve très peu de références à des émissions d'ultrasons par des Rongeurs adultes isolés en dehors des travaux sur la fonction d'écholocalisation de ces signaux. A ce jour, seuls le Mulot sylvestre (SALES 1972), un Rongeur australien, *Notomys mitchelli* (WATTS 1975) et le Rat (FRANCIS 1977) sont connus pour leur production abondante en absence de stimulations sociales manifestes.

Des Rats isolés (FRANCIS 1977) émettent un grand nombre de signaux de 22 kHz pendant leurs périodes de repos diurnes et nocturnes. L'auteur suggère que ces signaux, témoins d'une diminution de l'état d'excitation du Rat, engendreraient un état semblable chez des congénères se trouvant à proximité, facilitant ainsi la synchronisation du début et de la fin des phases de repos dans une colonie.

WATTS (1975) mentionne que le répertoire de *Notomys mitchelli* adulte comprend des émissions d'ultrasons qu'il compare aux pépiements ultrasonores des jeunes. Celles-ci peuvent être détectées quand un individu isolé est placé dans une cage inconnue et propre, mais elles sont plus nombreuses si la cage contient un autre individu ou simplement les traces qu'il y a laissées. Elles sont aussi produites en grand nombre quand on réintroduit l'animal dans sa cage. Il faut remarquer que dans les mêmes circonstances, la production d'ultrasons de *Notomys alexis* et de *N. cervinus* est insignifiante.

L'émission d'ultrasons chez le Mulot sylvestre isolé est principalement liée à la locomotion et aux redressements (SCHENK 1978). Ces cris sont généralement associés à des changements d'activité (HOFFMEYER & SALES 1977), et une analyse détaillée du comportement montre qu'ils sont produits lors des changements de posture, tels les redressements, ou lorsque l'animal arrêté se met en mouvement (GYGER 1982, et observations non publiées). Ainsi, certains facteurs biomécaniques pourraient faciliter l'apparition d'ultrasons à un moment donné (THIESSEN *et al.* 1979, 1980).

L'émission d'ultrasons est une composante de l'activité quotidienne de Mulots isolés. Nous avons noté qu'ils émettent plus fréquemment dans certaines parties d'une grande enceinte, là où ils se déplacent à grande vitesse. Ils produisent aussi beaucoup d'ultrasons quand on les remet dans leurs cages individuelles, si l'agencement en a été quelque peu modifié (SCHENK 1978, 1979). Au contraire, dans un milieu nouveau on observe une phase de latence préalable à l'émissions d'ultrasons, qui est d'autant plus longue que la cage est grande. Si l'individu y retrouve ses propres traces, cette latence est moindre, mais s'il y trouve les traces de congénères inconnus, elle est prolongée. Bien que cette production témoigne d'un niveau d'éveil assez élevé, elle n'accompagne pas toutes les phases d'activité et semble inhibée par la nouveauté du milieu. Ces émissions appartiennent à une même catégorie de cris dont la durée est particulièrement brève (v. chap. VI); elles sont produites par des mâles et des femelles dans toutes les situations que nous avons étudiées.

Puisque ces signaux peuvent être produits par des individus isolés, on a supposé qu'ils permettraient l'écholocalisation. Cette hypothèse a reçu quelques confirmations en ce qui concerne le Rat (KALTWASSER & SCHNITZLER 1981; RILEY & ROSENWEIG 1957; ROSENWEIG *et al.* 1955) et le Hamster doré (ETIENNE *et al.* 1982). Les signaux émis par le Mulot sylvestre pourraient aussi permettre l'écholocalisation, comme le suggère SALES (1972). En effet, c'est le signal le plus court du répertoire de cette espèce (durée 25,9 ms + - 6,5;

$n = 152$) et sa fréquence décroît rapidement ($4,8 \text{ kHz}/10 \text{ ms} \pm 4,0$; $n = 152$). Il faudrait alors admettre que ce signal n'est pas utilisé pendant les premières investigations d'un milieu nouveau.

Ces émissions pourraient aussi moduler les activités sociales au sein d'un groupe (SALES 1972; HOFFMEYER & SALES 1977; FRANCIS 1977). HOFFMEYER & SALES suggèrent que le partage temporel d'un espace commun, tel qu'il a été décrit par BOVET (1972) chez des Mulots sylvestres en captivité, pourrait être facilité par des signaux ultrasonores. Il faut noter à ce sujet que les individus diffèrent entre eux par le taux d'émissions produites, et gardent leurs caractéristiques de fort ou faible émetteur pendant des mois (GYGER 1982). En outre, les émissions détectées chez des Mulots ou des Rats isolés possèdent des structures très voisines de celles de signaux émis dans des contextes sociaux, ce qui supporte l'interprétation d'une fonction sociale; cette hypothèse nécessiterait une démonstration expérimentale.

VI. Une analyse éthologique de l'émission d'ultrasons chez le Mulot sylvestre

La plupart des signaux acoustiques émis par le Mulot sylvestre sont des ultrasons. Nous allons résumer succinctement les résultats de nos recherches dans ce domaine (GYGER 1982; GYGER & SCHENK 1980, 1983, 1984). Dans nos observations nous avons détecté très peu de cris audibles (v. fig. 4d); nous n'en parlerons donc pas.

Nous avons basé notre étude sur une description de la structure des ultrasons émis, stockés au préalable sur un enregistreur magnétique (Nagra TI, enregistrement de 0,1 à 125 kHz). Grâce au sonographe (Kay 7029 A), appareil traduisant un phénomène acoustique en un document visuel, il a été possible de décrire quantitativement les signaux ultrasonores (v. fig. 4a, b, c).

S'agit-il de signaux ultrasonores sans organisation particulière, ou bien présentent-ils des caractéristiques permettant la constitution d'un catalogue de cris? Grâce à des critères simples, nous avons formé un répertoire de trois catégories d'ultrasons. Un premier critère de catégorisation basé sur la structure générale du cri distingue les entités uniques de celles qui sont constituées de sous-unités répétées (v. fig. 4a; GYGER & SCHENK 1984). Les cris de structure unitaire présentent une grande diversité dans la fréquence initiale. On y distingue deux populations (GYGER & SCHENK 1984). L'ensemble des ultrasons de type I (v. fig. 4b) dont la fréquence initiale est supérieure à 54 kHz présente un mode de 85-90 kHz. Dans le bas du domaine ultrasonore utilisé par le Mulot sylvestre on trouve une seconde population de cris dont la fréquence initiale est inférieure à 54 kHz, avec un mode de 40-45 kHz. Ces cris, appelés ultrasons de type III, ont été détectés uniquement chez des mâles lors de contacts agonistiques.

Dans le groupe des ultrasons de type I on trouve des cris de forme assez variable, détectés chez 11 mâles et 13 femelles (les conditions d'élevage et les conditions d'observations sont décrites dans GYGER 1982; GYGER & SCHENK 1980, 1983). Ils sont émis par des mâles ou des femelles isolés dans leur cage ou dans celle d'un congénère, mais on en détecte aussi lors de rencontres entre individus de même sexe ou de sexe opposé. Nous avons examiné les caractéristiques particulières des cris de type I détectés dans chacune de ces quatre situations. Les cris d'un individu seul dans sa cage sont généralement de plus courte durée que ceux qui sont émis en situation sociale, par exemple lors d'interactions entre mâle et femelle. En outre, les individus qui rencontrent un congénère de même sexe émettent des ultrasons qui se terminent à des fréquences plus basses que lorsqu'ils rencontrent un congé-

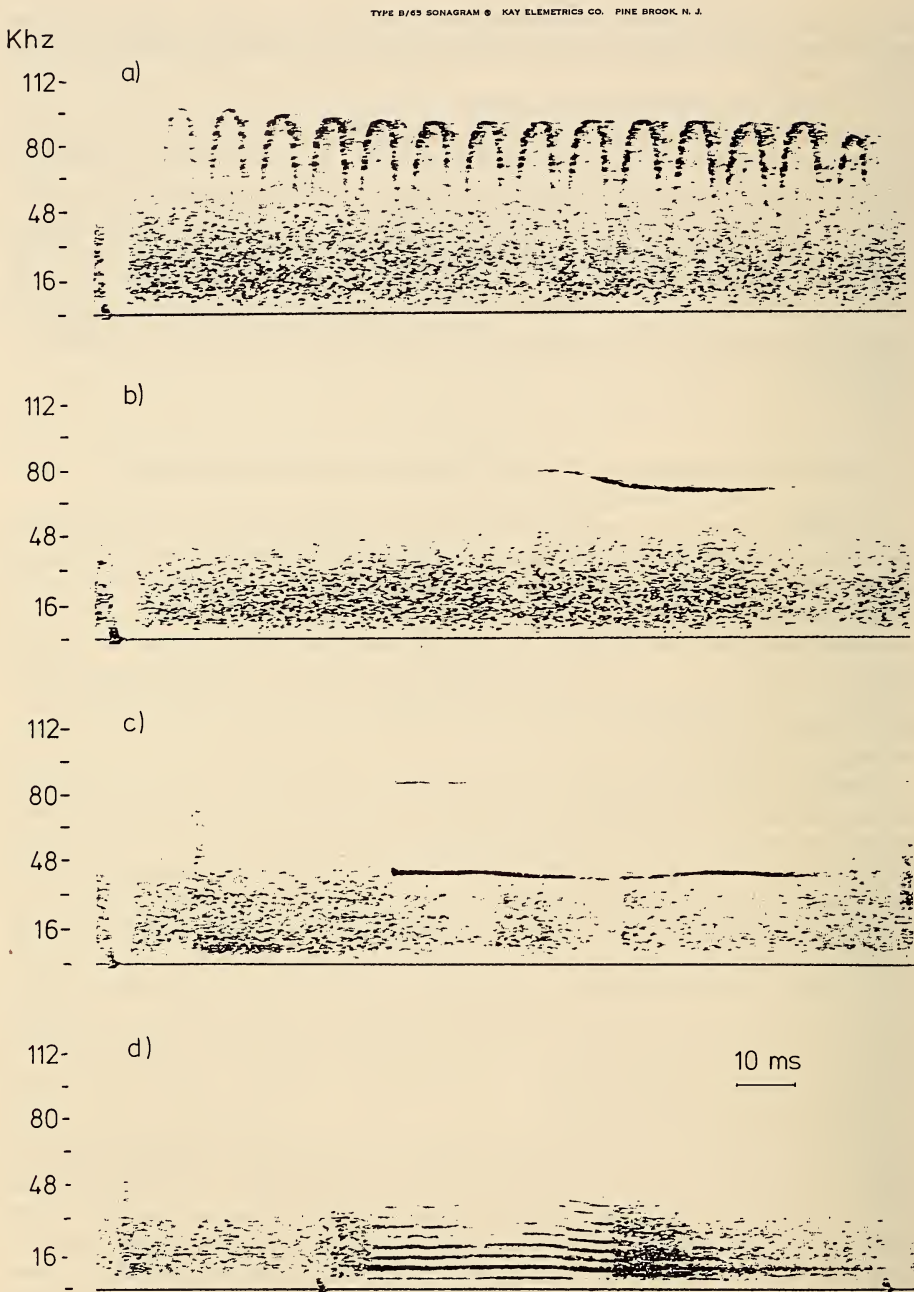


FIGURE 4.

Sonogrammes de 4 cris de Mulot sylvestre:

a) Ultrason de type II; b) Ultrason de type I; c) Ultrason de type III; d) Cri audible.

nère de sexe opposé. L'examen deux à deux de toutes les situations expérimentales conduit ainsi à distinguer quatre formes d'ultrasons de type I. Les résultats de cette classification sont présentes dans le tableau 1.

La production d'ultrasons du Mulot sylvestre peut donc être classée en trois types de cris; le type I est un groupe polymorphe. Toutefois, cette classification basée sur l'analyse statistique élémentaire des sonogrammes ne délimite pas nécessairement des groupes de signaux ayant une signification particulière pour le Mulot sylvestre. Il faudrait étudier le système de perception chez cette espèce pour confirmer la validité de ce répertoire.

TABLEAU I.

Caractéristiques principales des formes d'ultrasons du type I émis par le Mulot sylvestre et leur représentation dans des contextes différents.

Tableau 1

Formes (critères de classification)	I a	I b	I c	I d	Total
Situations	Durée < 39 ms	Fréq. initiale 55-71 kHz	Fréq. finale > 70 kHz	Fréq. finale < 70 kHz	
Isolation	116 (82,3 %)	0	9 (6,4 %)	16 (11,3 %)	141
Traces	28 (75,7 %)	7 (18,9 %)	1 (2,7 %)	1 (2,7 %)	37
Interaction $\sigma \times \varnothing$	3 (5,9 %)	2 (3,9 %)	38 (74,5 %)	8 (15,7 %)	51
Interaction $\sigma \times \sigma$	5 (15,6 %)	0	7 (21,9 %)	20 (62,5 %)	32
Total	152	9	55	45	261

L'analyse des comportements manifestés lors de l'émission d'un type de cris permet aussi d'évaluer la pertinence d'un tel signal pour l'espèce. Nous faisons l'hypothèse qu'un signal apparaissant dans un contexte comportemental particulier peut être le support d'une information, donc signifiant pour les membres d'une espèce, et par conséquent reconnaissables. Nous avons appliqué cette démarche à une catégorie de cris relativement homogène; l'ultrason de type II (GYGER & SCHENK 1983). Ce cri peut être émis par les mulots des deux sexes; on le détecte principalement lorsque le mâle et la femelle sont en contact étroit dans une attitude rappelant la boxe (les individus sont dressés sur leurs pattes arrières et se font face, les pattes antérieures en extension). Ce comportement précède généralement la poursuite conduisant à l'accouplement. Pendant cette phase locomotrice, on détecte encore de nombreux ultrasons de même type. Les cris de cette catégorie sont donc associés au comportement sexuel, plus spécifiquement à certaines phases pendant lesquelles les individus sont en contact étroit peu avant l'accouplement.

On peut encore approcher la signification d'un signal par des comparaisons interspécifiques. Le seul travail proposant une analyse interspécifique des vocalisations chez les Rongeurs est celui de WATTS (1980) qui compare le répertoire vocal de neuf espèces de Rats. Nous avons réuni des informations sur une catégorie de cris particuliers, les ultrasons fortement modulés en fréquence. L'examen des sonogrammes de *Rattus norvegicus*, *Acomys*

cahirinus, *Lagurus lagurus* (in SALES 1972: figs 3, 4, 5) et de ceux de *Meriones unguiculatus* (in HOLMAN 1980: fig. 2) permet d'affirmer qu'il existe une grande similitude de structure avec les ultrasons de type II du Mulot sylvestre. De plus, HOFFMEYER & SALES (1977) rapportent que le Mulot à collier, *Apodemus flavicollis*, émet des cris fortement modulés, similaires à notre ultrason de type II. Ainsi, on retrouve chez plusieurs espèces appartenant à diverses familles de Rongeurs des signaux de structure similaire. Sont-ils émis dans des circonstances analogues? Nos informations sont encore fragmentaires; néanmoins, on peut affirmer que le contexte général des émissions est le même. HOFFMEYER & SALES (1977) font remarquer que ce type de cri est lié au comportement sexuel chez toutes les espèces citées par SALES (1972). On peut y ajouter *Meriones unguiculatus*, en précisant que ce type de cri ne forme que le 3% de l'échantillon analysé (HOLMAN 1980). Chez le Rat, BARFIELD *et al.* (1979) et MC INTOSH & BARFIELD (1980) décrivent une production abondante d'ultrasons fortement modulés lors des poursuites précédant l'accouplement; ces cris sont rares immédiatement après. Ceci concorde avec nos observations sur le Mulot sylvestre.

Au cours de nos enregistrements, nous avons été frappés par le fait que les ultrasons fortement modulés, émis au cours de l'activité sexuelle, étaient accompagnés de vocalisations faiblement modulées en fréquence, de forme Ic (Table I). Une analyse des transitions entre ces deux catégories de cris révèle une structure temporelle particulière, ceci uniquement lors des poursuites sexuelles (GYGER & SCHENK 1983). On observe un nombre élevé de séquences dans lesquelles un signal faiblement modulé en fréquence alterne avec un signal fortement modulé. SALES (1972) décrit aussi de telles alternances sans préciser le contexte de ces émissions. HOLMAN (1980) décrit également des émissions faiblement modulées chez la Mérione lors de l'activité sexuelle, sans en préciser la relation temporelle avec d'autres types de signaux.

Ainsi, l'examen interspécifique de certaines vocalisations ultrasonores chez les Rongeurs fait découvrir des similarités étonnantes. Les ultrasons de structure répétitive et fortement modulés en fréquence sont associés au comportement sexuel chez six espèces de Rongeurs. Chez le Mulot et le Rat, ces cris sont liés à une phase spécifique de ce comportement, la poursuite sexuelle. Enfin on les trouve associés à des cris faiblement modulés chez trois Rongeurs au moins.

Il existe d'autres exemples dans le règne animal montrant que des espèces non apparentées peuvent émettre des signaux sonores de structure semblable. Le chant des Oiseaux des forêts tropicales comprend plus de fréquences basses que celui des espèces vivant dans des milieux ouverts (CHAPPUIS 1971). Différents Passereaux produisent des cris d'alarme de fréquence élevée (env. 8 kHz), sans transitoire (MARLER 1955). Dans ces deux cas, c'est l'environnement qui modèle le meilleur signal pour une certaine fonction. Dans le premier exemple, les contraintes sont imposées par le milieu physique; dans le second, le type de signal émis doit posséder des caractéristiques telles que l'émetteur soit difficile à localiser par ses prédateurs habituels (BROWN, C. M. 1982).

Dans d'autres cas, il est possible que la similarité de structure soit dictée par des «règles motivationnelles» qui sous-tendent l'élaboration d'un signal donné (MORTON 1977, 1982). Cet auteur constate que les vocalisations produites par de nombreux Vertébrés dans un contexte agressif sont de basse fréquence et souvent rauques, alors que celles qui sont émises dans des situations de peur sont de fréquence plus élevée et pures. Avec ces deux variables, agressivité et peur, MORTON construit une matrice carrée de neuf catégories de vocalisations dans laquelle l'agressivité du contexte augmente de gauche à droite, et la peur manifestée s'accroît de haut en bas. La case centrale de cette matrice représenterait une situation conflictuelle entre agressivité et peur. Ceci se traduirait par des vocalisations en forme de chevron. MORTON discute ce modèle dans une perspective évolutionniste (1982).

Il précise que seules certaines formes de signaux acoustiques issues du code des règles motivationnelles auraient été favorisées par sélection naturelle au cours de l'évolution de l'espèce. Certaines espèces auraient utilisé le code dans sa totalité, d'autres n'en auraient exploité qu'une portion (MORTON 1982).

Quelles explications pouvons-nous suggérer à la présence chez plusieurs Rongeurs d'ultrasons fortement modulés en fréquence? Précisons tout d'abord qu'il existe au moins deux espèces produisant dans un contexte sexuel des ultrasons qui ne sont pas émis en trains de sous-unités ni fortement modulés en fréquence; il s'agit du Hamster doré (FLOODY & PFAFF 1977a) et de la Souris domestique (SALES 1972; SALES & PYE 1974). Par ailleurs, les espèces produisant des cris similaires aux ultrasons de type II sont issues de familles différentes. Ainsi, la similarité de structure et de contexte ne peut s'expliquer complètement par la transmission d'un système développé par un ancêtre commun. L'environnement ne semble pas non plus jouer un rôle primordial car il s'agit de signaux émis par des individus très proches l'un de l'autre. En outre, ces espèces vivent dans des milieux très divers.

Il reste donc à considérer l'hypothèse de MORTON, selon laquelle l'ultrason fortement modulé, structure analogue au chevron du centre de la matrice, exprimerait un état neutre ou indécis. Cette forme en chevron se retrouve chez les Oiseaux et les Mammifères dans des situations aussi diverses que les phases précopulatoires, le contact, la défense territoriale, le mobbing et l'alarme (MORTON 1982).

On se heurte alors au problème suivant: pour quelles raisons un état motivationnel particulier ne se retrouverait-il que chez certains Rongeurs dans une dynamique comportementale aussi répandue que celle qui prélude à l'accouplement? Il faut alors comparer le comportement sexuel du Rat et du Mulot à celui du Hamster doré qui ne produit pas d'ultrasons en forme de chevron. L'organisation générale de ce comportement est la même chez les trois espèces (DEWSBURY 1975). Dans le détail, toutefois, le Hamster se distingue nettement des deux autres espèces. La position lordotique est de longue durée et peut subsister pendant plusieurs accouplements (DEWSBURY 1972), ce que l'on n'observe jamais chez le Rat (DEWSBURY 1967) ou chez le Mulot sylvestre (observations non publiées). Il est donc possible que des problèmes particuliers soient liés à ces divers modes d'accouplement. Dans le cas du Hamster, il s'agirait de maintenir la lordose (LANIER *et al.* 1975, FLOODY *et al.* 1977). Dans le cas du Rat et du Mulot, les problèmes se situeraient dans la phase précopulatoire, plus dynamique et incertaine puisqu'elle n'est pas nécessairement suivie par un accouplement.

En résumé, l'hypothèse de MORTON permet de concevoir l'existence de convergences de structures acoustiques chez diverses espèces, convergences dont l'origine ne s'explique pas par des facteurs environnementaux. Mais, si l'on peut comprendre la signification évolutive de la transcription sonore d'états agressifs ou de menaces (MORTON 1977, 1982; ZAHAVI 1982), on ne voit pas l'avantage pour l'animal de traduire un état d'indécision en ondes sonores. Il faut aussi rappeler que les Rongeurs ont mis au point au cours de leur histoire un système producteur de vocalisations différent de celui de la plupart des Mammifères ou des Oiseaux. Il n'obéit peut-être pas aux mêmes règles. Il se peut en effet que le système de traduction d'un état interne en vocalisation fonctionne selon des règles différentes lorsqu'on utilise des cordes vocales ou un appareil analogue au sifflet ultrasonore. En effet, MORTON (1982) note que contrairement à la plupart des Vertébrés, le Rat produit des signaux d'environ 80 kHz quand il est dans un état agressif, et des cris de fréquence plus basse (22 kHz) dans un état de peur ou de soumission.

VII. Conclusions

Les exemples que nous avons présentés démontrent que les vocalisations ultrasonores ont une place importante dans l'éthogramme de nombreux Rongeurs. On savait déjà que les stimulus olfactifs étaient le support d'un important échange d'informations; on doit aussi considérer le canal acoustique. En utilisant des signaux de fréquence élevée, les Rongeurs diminuent les risques d'être repérés par des prédateurs, car la source de ces signaux de faible rayon d'action est difficile à localiser. Par conséquent, ces émissions sont restreintes aux échanges interindividuels à courte distance.

En suivant la démarche en usage dans l'étude des vocalisations animales, on peut établir le répertoire des signaux ultrasonores d'une espèce. Il est constitué de catégories morphologiquement bien distinctes; certaines d'entre elles sont caractérisées par une variabilité très élevée, et représentent des groupes polymorphes. L'analyse du contenu sémantique de ces cris et de leur fonction possible se heurte à une difficulté majeure. Il est en effet très difficile de connaître l'identité de l'émetteur dans un groupe d'animaux. Seules les émissions des nouveau-nés et les cris de 22 kHz des Rats adultes sont associées à des mouvements de la cage thoracique qui permettent d'en identifier visuellement l'émetteur (ROBERTS 1972). Différents artifices expérimentaux ont permis de démontrer qu'une certaine catégorie d'individus peut émettre un signal donné mais il est évidemment beaucoup plus difficile d'établir que certains individus ne peuvent émettre un signal particulier. La plupart de ces expériences mettent en évidence le rôle important du mâle dans les échanges vocaux détectés durant les phases d'activité sexuelle, sans cependant exclure que les femelles produisent aussi des signaux acoustiques (WITHNEY *et al.* 1973, 1974; FLOODY & PFAFF 1977*b*; HOLMAN 1980). Chez le Mulot sylvestre, une approche systématique a montré que les types de cris détectés le plus fréquemment sont émis également par les mâles et les femelles.

Les incertitudes au sujet de l'émetteur d'un signal compliquent l'interprétation de la signification fonctionnelle de ces cris, imbriqués dans le réseau des échanges entre deux individus en contact étroit. La présentation de signaux préenregistrés a donné des résultats probants dans les situations dans lesquelles l'émetteur fictif se déplace peu (nouveau-nés: SEWELL 1970; SMITH 1975; femelles Hamster en lordose: FLOODY & PFAFF 1977*b*). Dans des interactions plus dynamiques, on a utilisé des individus silencieux (MCINTOSCH *et al.* 1978; THOMAS *et al.* 1982), et l'on a présenté simultanément des émissions enregistrées. Ces travaux démontrent que les ultrasons émis dans ces circonstances véhiculent des informations qui orientent le comportement de l'individu qui les détecte. Mais les preuves de la fonction de ces signaux dans la communication entre individus restent rares, en partie à cause des difficultés que nous avons soulignées.

RÉSUMÉ

Les Rongeurs produisent de nombreux signaux acoustiques de fréquence très élevée. Cet article de revue montre que le canal acoustique joue un rôle probablement aussi important dans la biologie de ce taxon que le canal olfactif. Les contraintes que le milieu physique exerce sur l'utilisation des hautes fréquences acoustiques indiquent que l'usage de cette modalité se restreint aux échanges sociaux à courte distance. Après avoir passé en revue les mécanismes de production et de perception des signaux ultrasonores, nous présentons une vue d'ensemble des résultats de nos travaux sur le Mulot sylvestre. Nous décrivons les différents contextes dans lesquels l'émission d'ultrasons est présente, chez le nouveau-né

et l'adulte, chez l'individu seul ou impliqué dans une interaction sociale. Dans ce dernier contexte, l'importance des signaux ultrasonores accompagnant l'activité sexuelle du Mulot sylvestre est discutée dans une perspective éthologique.

BIBLIOGRAPHIE

- BARFIELD, R. J., P. AUERBACH, L. A. GEYER, T. K. MCINTOSH. 1979. Ultrasonic vocalizations in rat sexual behavior. *Am. Zool.* 19: 469-480.
- BEAN, N. J. 1982. Olfactory and vomeronasal mediation of ultrasonic vocalization in male mice. *Physiol. & Behav.* 28: 31-38.
- BOVET, J. 1972. On the social behaviour in a stable group of long-tailed field mice (*Apodemus sylvaticus*, L). I: an interpretation of defensive postures. *Behaviour* 41: 43-67.
- BROWN, A. M. 1970. Bimodal cochlear response curve in Rodents. *Nature* (London) 228: 576-577.
- 1971. High frequency responsiveness in Rodents at the level of the inferior colliculus. *Nature* (London) 232: 223-224.
- 1973a. High frequency peaks in the cochlear microphonic response of Rodents. *J. comp. Physiol.* 83: 377-392.
- 1973b. High levels of responsiveness from the inferior colliculus of rodents at ultrasonic frequencies. *J. comp. Physiol.* 83: 393-406.
- 1976. Ultrasound and communication in Rodents. *Comp. Biochem. Physiol.* 53: 313-317.
- BROWN, C. H. 1982. Ventriloquial and locatable vocalization in birds. *Z. Tierpsychol.* 59: 338-350.
- CHAPPUIS, C. 1971. Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des Oiseaux: l'évolution des chants en forêt équatoriale. *Terre et Vie* 118: 183-202.
- DEWSBURY, D. A. 1967. A quantitative description of rats during copulation. *Behaviour* 29: 154-178.
- 1972. Patterns of copulatory behavior in male mammals. *Rev. Biol.* 47: 1-33.
- 1975. Diversity and adaptation in rodent copulatory behavior. *Science* 190: 947-954.
- DIZINNO, G., G. WHITNEY, J. NYBY. 1978. Ultrasonic vocalization by male mice (*Mus musculus*) to female sex pheromone: experimental determinants. *Behav. Biol.* 22: 104-113.
- EHRET, G. 1983. Auditory processing and perception of ultrasounds in House mice. In "Advances in Vertebrate Neuroethology", EWERT, J. P., R. R. CAPRANICA, D. I. INGLE (eds), *NATO ASI Series, Series A: Life Sciences*, vol. 56, Plenum: 911-917.
- EHRET, G., B. HAACK. 1981. Categorical perception of Mouse pup ultrasound by lactating females. *Naturwissenschaften* 68: 208-209.
- ELWOOD, R. W., N. KEELING. 1982. Temporal organization of ultrasonic vocalizations in infant mice. *Develop. Psychobiol.* 15: 221-227.
- ETIENNE, A. S., J. VAUCLAIR, E. EMMANUELLI, M. LANCON, J. STRYJENSKI. 1982. Depth perception by means of ambient sounds in a small mammal. *Experientia* 38: 553-555.
- FLOODY, O. R. 1981. The hormonal control of ultrasonic communication in Rodents. *Am. Zool.* 21: 129-142.
- FLOODY, O. R., D. W. PFAFF. 1977a. Communication among hamsters by high frequency acoustic signals. I: Physical characteristic of hamster calls. *J. comp. Physiol. Psychol.* 91: 794-806.

- 1977b. Communication among hamsters by high-frequency acoustic signals. III: Responses evoked by natural and synthetic ultrasounds. *J. comp. Physiol. Psychol.* 91: 820-829.
- FLOODY, O. R., D. W. PEAFF, C. D. LEWIS. 1977. Communication among hamsters by high-frequency acoustic signals. II: Determinants of calling by females and males. *J. comp. Physiol. Psychol.* 91: 807-819.
- FRANCIS, R. L. 1977. 22 kHz calls by isolated rats. *Nature* (London) 265: 236-238.
- GEYER, L. A. 1979. Olfactory and thermal influences on ultrasonic vocalization during development in Rodents. *Am. Zool.* 19: 420-431.
- 1981. Ontogeny of ultrasonic and locomotor responses to nest odors in Rodents. *Am. Zool.* 21: 117-128.
- GEYER, L. A., R. J. BARFIELD. 1978. Influence of gonadal hormones and sexual behavior on ultrasonic vocalization in rats. I: treatments of females. *J. comp. Physiol. Psychol.* 92: 438-446.
- GRAHAM, M., R. LETZ. 1979. Within-species variation in the development of ultrasonic signaling of preweanling rats. *Develop. Psychobiol.* 12: 129-136.
- GRIFFIN, D. R. 1958. Listening in the dark. *New Haven, Yale University Press.* 1958.
- 1971. The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). *Anim. Behav.* 19: 55-61.
- GYGER, M. 1982. Analyse morphologique et sémantique des ultrasons émis par le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus* L.). *Thèse Univ. Lausanne*, 160 pp.
- GYGER, M., F. SCHENK. 1980. Effet des traces d'un congénère sur la production d'ultrasons du Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*, L.). *Behav. Proc.* 5: 311-322.
- 1983. Semiotical approach to the ultrasonic vocalization in the Woodmouse, *Apodemus sylvaticus*, L., *Behaviour* 84: 244-257.
- 1984. Ultrasonic vocalization in the Woodmouse, *Apodemus sylvaticus* L. *Acta zool. fenn.* 171: 97-99.
- HAACK, B., H. MARKL, G. EHRET. 1983. Sound communication between parents and offspring. In "The Auditory Psychobiology of the Mouse", J. F. WILLOTT (ed.) *Springfield*, pp. 57-67.
- HOFFMEYER, I., G. D. SALES. 1977. Ultrasonic behaviour of *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos* 29: 67-77.
- HOLMAN, S. D. 1980. Sexually dimorphic, ultrasonic vocalizations of mongolian gerbils. *Behav. neural Biol.* 28: 183-192.
- KALTWASSER, M.-T., H. U. SCHNITZLER. 1981. Echolocation signals confirmed in rats, *Z. Säugetierk.* 46: 394-395.
- LANIER, D. L., D. Q. ESTEP, D. A. DEWSBURY. 1975. Copulatory behavior of golden hamsters: effects on pregnancy. *Physiol. & Behav.* 15: 209-212.
- MARKL, H., G. EHRET. 1973. Die Hörschwelle der Maus (*Mus musculus*). Eine kritische Wertung der Methoden zur Bestimmung der Hörschwelle eines Säugetiers *Z. Tierpsychol.* 33: 274-286.
- MARLER, P. 1955. Characteristic of some animal calls, *Nature* (London) 176: 6-8.
- MCINTOSCH, T. K., R. J. BARFIELD. 1980. The temporal patterning of 40-60 kHz ultrasonic vocalization and copulation in the rat. *Behav. neural Biol.* 29: 349-358.
- MCINTOSCH, T. K., R. J. BARFIELD, L. A. GEYER. 1978. Ultrasonic vocalizations facilitate sexual behaviour of female rats. *Nature* (London) 272: 163-164.

- MORTON, E. S. 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some birds and mammals sounds. *Am. Nat.* 111: 855-869.
- 1982. Grading, discreteness, redundancy, and motivation-structural rules. In "Acoustic communication in birds". KROODSMA, D. E., E. M. MILLER (eds), vol. 1: pp. 183-212; *Academic Press*.
- NYBY, J., J. BIGELOW, M. KERCHNER, F. BARBEHENN. 1983. Male mouse (*Mus musculus*) ultrasonic vocalizations to female urine: why is heterosexual experience necessary? *Behav. and neural Biol.* 38: 32-46.
- NYBY, J., G. WITHNEY. 1978. Ultrasonic communication of adult myomorph rodents. *Neurosci. biobehav. Rev.* 2: 1-14.
- NYBY, J., CH. J. WYSOCKI, G. L. WITHNEY, G. DIZINNO. 1977. Pheromonal regulation of male mouse ultrasonic courtship (*Mus musculus*). *Anim. Behav.* 25: 333-341.
- NYBY, J., C. WYSOCKI, G. WHITNEY, G. DIZINNO, J. SCHNEIDER. 1979. Elicitation of male mouse (*Mus musculus*) ultrasonic vocalizations: I. Urinary cues. *J. comp. Physiol. Psychol.* 93: 957-975.
- NYBY, J., D. ZAKESKI. 1980. Elicitation of male mouse ultrasounds: bladder urine and aged urine from females. *Physiol. & Behav.* 24: 737-740.
- OKON, E. E. 1970a. The effect of environmental temperature on the production of ultrasounds by isolated non-handled albino mouse pups. *J. Zool. (Lond.)* 162: 71-83.
- 1970b. The ultrasonic responses of albino mouse pups to tactile stimuli. *J. Zool. (Lond.)* 162: 485-492.
- 1972. Factors affecting ultrasound production in infant rodents. *J. Zool. (Lond.)* 168: 139-148.
- OSWALT, G. L., G. W. MEIER. 1975. Olfactory, thermal and tactual influences on infantile ultrasonic vocalizations in rats. *Develop. Psychobiol.* 8: 129-135.
- PONTET, A., F. SCHENK, M. GYGER. 1984. Temporal organization of ultrasonic vocalizations in infant Woodmice, *Apodemus sylvaticus*. *Experientia* 40: 598.
- PYE, J. D. 1983. Techniques for studying ultrasound. In "Bioacoustics. A comparative approach". LEWIS, B. (ed.), pp. 39-65; *Academic Press*.
- PYE, J. D., M. FLINN. 1964. Equipment for detecting animal ultrasound. *Ultrasonics* 2: 23-28.
- RALLS, K. 1967. Auditory sensitivity in mice: *Peromyscus* and *Mus musculus*. *Anim. Behav.* 15: 123-128.
- RILEY, D. A., M. R. ROSENZWEIG. 1957. Echolocation in rats. *J. comp. Physiol. Psychol.* 50: 323-328.
- ROBERTS, L. H. 1972. Correlation of respiration and ultrasound production in Rodents and Bats. *J. Zool. (Lond.)* 168: 439-449.
- 1975a. Evidence for the laryngeal source of ultrasonic and audible cries of Rodents. *J. Zool. (Lond.)* 175: 243-257.
- 1975b. The rodent ultrasound production mechanism. *Ultrasonics* 13: 83-88.
- ROSENZWEIG, M. R., D. A. RILEY, D. KRECH. 1955. Evidence for echolocation in the rat. *Science* 121: 600.
- SALES, G. D. 1972. Ultrasound and mating behaviour in rodents with some observations on other behavioural situations. *J. Zool. (Lond.)* 168: 149-164.
- 1979. Strain differences in the ultrasonic behavior of Rats (*Rattus norvegicus*). *Am. Zool.* 19: 513-527.
- SALES, G. D., D. PYE. 1974. Ultrasonic Communication by Animals. *Chapman and Hall, London*, 281 pp.

- SALES, G. D., J. C. SMITH. 1978. Comparative studies of the ultrasonic calls of infant murid Rodents. *Develop. Psychobiol.* 11: 595-619.
- SCHARF, B. 1970. Critical bands. In "Foundations of modern auditory theory", (ed.). Vol. 1: TOBIAS, 159-202; *Academic Press*.
- SCHENK, F. 1978. Ultrasound production from the isolated adult Woodmouse in various surroundings. *Behav. Biol.* 22: 219-229.
- 1979. Comportement exploratoire du Mulot sylvestre. *J. Psychol.* 2: 157-179.
- SEWELL, G. D. 1970. Ultrasonic communication in Rodents. *Nature* 227: 410.
- SMITH, J. C. 1972. Sound production by infant *Peromyscus maniculatus* (Rodentia: Myomorpha). *J. Zool. (Lond.)* 168: 369-379.
- 1975. Sound communication in Rodents. *Symp. zool. Soc. Lond.* 37: 317-330.
- 1979. Factors affecting the transmission of rodents ultrasounds in natural environments. *Am. Zool.* 19: 432-442.
- THIESSEN, D. D., M. GRAHAM, R. DAVENPORT. 1978. Ultrasonic signaling in the gerbil (*Meriones unguiculatus*): social interaction and olfaction. *J. comp. Physiol. Psychol.* 92: 1041-1049.
- THIESSEN, D. D., E. M. KITTRELL. 1979. Mechanical features of ultrasound emission in the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. *Am. Zool.* 19: 509-512.
- THIESSEN, D. D., E. M. W. KITTRELL, J. M. GRAHAM. 1980. Biomechanics of ultrasound emissions in the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. *Behav. neural Biol.* 29: 415-429.
- THOMAS, D. A., S. B. HOWARD, R. J. BARFIELD. 1982. Male produced ultrasonic vocalizations and mating patterns in female rats. *J. comp. Physiol. Psychol.* 96: 807-815.
- THOMPSON, I. J. 1979. High frequency peaks of auditory sensitivity in mice found by a new audiometric test: a preliminary report. *Am. Zool.* 19: 465-468.
- WATTS, C. H. S. 1975. Vocalizations of Australian hopping mice (Rodentia: *Notomys*). *J. Zool. (Lond.)* 177: 247-263.
- 1980. Vocalizations of nine species of rat (*Rattus*: Muridae). *J. Zool. (Lond.)* 191: 531-535.
- WHITNEY, G., M. ALPERN, G. DIZINNO, G. HOROWITZ. 1974. Female odors evoke ultrasounds from male mice, *Anim. learn Behav.* 2: 13-18.
- WHITNEY, G., J. R. COBLE, M. D. STOCKTON, E. F. TILSON. 1973. Ultrasonic emissions: do they facilitate courtship in mice? *J. comp. Physiol. Psychol.* 84: 445-452.
- WHITNEY, G., NYBY, J. 1979. Cues that elicit ultrasounds from adult male mice. *Am. Zool.* 19: 457-464.
- WILEY, R. H., D. G. RICHARDS. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection, In "Acoustic communication in birds", KROODSMA D. E., E. H. MILLER (eds.). Vol. 1: 131-181; *Academic Press*.
- WYSOCKI, CH. J., J. NYBY, G. WHITNEY, G. K. BEAUCHAMP, Y. KATZ. 1982. The vomeronasal organ: primary role in mouse chemosensory gender recognition. *Physiol. & Behav.* 29: 315-327.
- ZAHAVI, A. 1982. The patterns of vocal signals and the information they convey. *Behaviour* 80: 1-8.